Blattbecher und Sprossbecher

von

THEO J. STOMPS.

Mit Tafel IX und X und 7 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Die meisten Botaniker betrachten die teratologischen Erscheinungen als sehr wichtig für Morphologie und Erblichkeitslehre. Ganz besonders trifft dies wohl zu für das Auftreten der sogenannten Ascidien oder Becher, die den Gegenstand der Besprechung in diesem Aufsatz abgeben werden. Ich kann nicht unterlassen, zur Einleitung mit einigen Worten die Bedeutung der Ascidienbildung für die genannten Disziplinen zu schildern, werde mich dann aber ausschliesslich mit einer Klassifizierung der Ascidien weiter beschäftigen.

Ihre Bedeutung für die Morphologie entlehnen die Ascidien daran, dass sie zu den sogenannten taxinomischen Anomalien gehören. Darunter versteht man mit Cas. de Candolle[1]) solche Anomalien, die bei anderen Arten als Artmerkmale vorkommen. Manchmal ist es nicht leicht, zu entscheiden, ob eine Abweichung zu den taxinomischen oder zu den ataxinomischen Anomalien gehört. Man könnte sogar in Zweifel ziehen, ob de Candolle mit seiner

[1]) Cas. de Candolle, Remarques sur la Tératologie végétale, 1896, S. 5—6.

ganzen Einteilung recht gehabt hat und die Annahme liesse sich verteidigen, dass jede spontane Bildungsabweichung morphologischen und somit systematischen Wert hat. Was indessen unsere Ascidien anbetrifft, so kann man mittels einer Reihe von Beispielen leicht zeigen, dass sie wirklich taxinomische Anomalien sind.

Die Ascidien, welche gelegentlich von *Geranium* und *Pelargonium* hervorgebracht werden, sehen, wie oft auch die Becher von *Tilia parvifolia*, den peltaten Blättern durchaus ähnlich, wie sie bei *Tropaeolum*, *Hydrocotyle*, *Eucalyptus* und *Umbilicus* regelmäszig vorkommen [1]. Durchwachsene Blätter, wie sie z. B. für *Bupleurum*-Arten charakteristisch sind, werden von anderen Arten, so von *Polygonatum multiflorum* bisweilen als Anomalie erzeugt [2]. Ascidien, die bei *Plantago lanceolata* [3]) zur Beobachtung gelangten, ebenso in Becher umgewandelte Hochblätter, die Goebel unterhalb der Blüten der Kaktee *Phyllocactus crenatus* fand [4], erinnerten an die Schlauchblätter von *Sarracenia*. Die merkwürdig gestalteten Blätter der sogenannten *Interruptum*- und *Appendiculatum*-Varietäten von *Croton (Codiaeum)*, abnormale Blätter, wie Costerus und Smith [5] sie für *Plumeria acutifolia* beschrieben, u. s. w., sind direkt mit den bekannten Blatt-Kannen der Gattung *Nepenthes* vergleichbar [6]. Für *Dipsacus*, *Eryngium* und *Lonicera* endlich ist Artmerkmal eine basale Verwachsung gegenständiger Blätter, infolge

---

[1]) Hugo de Vries, Die Mutationstheorie, Bd. I, 1901, S. 338.

[2]) Puel et Saint-Pierre, Bull. Soc. Bot. Fr., I, 1854, S. 62—63.

[3]) Hugo de Vries, Species and Varieties, Their origin by mutation, 1905, S. 671.

[4]) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, Bd. I, 2e Aufl. 1913, S. 24.

[5]) J. C. Costerus, Teratology studied in the Tropics by J. C. Costerus and J. J. Smith Jr., Ann. du Jard. bot. de Buit., Bd. XIII, 1896, S. 97—119.

[6]) Hugo de Vries, Species and Varieties, S. 673.

deren vom Stengel durchbohrte Becher gebildet werden, und bei anderen Arten tritt dieselbe Erscheinung als Anomalie auf [1]). Ich erinnere an die sogenannten mehrblättrigen terminalen Ascidien, von denen man mehrere Beispiele kennt, und an die bisweilen in Aussaaten von syncotylen Rassen auftretenden Fälle von Amphisyncotylie, wobei die Cotylen nicht seitlich vom Vegetationspunkt, wie bei den gewöhnlichen Syncotylen, sondern um den Vegetationspunkt herum mit einander verwachsen, von de Vries [2]) u. a. beobachtet bei einer von ihm durch Selektion erzeugten syncotylen Rasse von *Helianthus annuus*, dann u. a. bei *Oenothera glauca*, *Centranthus macrosiphon*, *Mercurialis annua*, u. s. w.

Die angeführten Beispiele genügen, um zu zeigen, dass das Auftreten der Ascidien im höchsten Grade das Interesse der Morphologen verdient. Diese Erkenntnis allein beweist schon, dass es auch für die Erblichkeitslehre von Wichtigkeit sein musz. In der Tat hat sich aus Beobachtungen von de Vries [3]) in überzeugender Weise ergeben, dass man die Ascidien, welche gelegentlich von den verschiedensten Pflanzenarten hervorgebracht werden, nicht nur als blosz vom Spiel des Zufalls abhängige Miszbildungen betrachten darf. Manche Arten produzieren sie nie, andere dagegen mit auffallender Regelmäszigkeit, und ein derartiger Unterschied existiert zuweilen sogar zwischen den verschiedenen Rassen einer selben Art, wie aus den Mitteilungen von de Vries [4]) über die Ascidien von *Magnolia obovata (purpurea)* hervorgeht. Somit müssen dem Auftreten von Ascidien ganz bestimmte innere erbliche Anlagen der Pflanzen zugrunde liegen.

[1]) Hugo de Vries, ibidem, S. 674.

[2]) Hugo de Vries, Die Mutationstheorie, Bd. II, 1903, S. 321.

[3]) Hugo de Vries, Over de erfelijkheid van synfisen, Bot. Jaarb., VII, 1895.

[4]) Hugo de Vries, Bot. Jaarb., VII, 1895, S. 162.

Die Frage bietet sich dar, wie man sich genau den Unterschied zwischen einer gelegentlich Ascidien hervorbringenden und einer die Anomalie nicht zeigenden Rasse denken soll. De Vries sagt auf Seite 422 Bd. I der Mutationstheorie: „Eine Varietät, welche an solchen Bildungen eben so reich wäre, wie z. B. *Trifolium pratense quinquefolium* an vier- und fünfscheibigen Blättern, hat man nicht, obgleich sie offenbar Aufsehen erregen und also die Mühe des Zuchtversuches gewiss lohnen würde". Damit gibt er wohl als seine Meinung zu erkennen, dass die bis zum Erscheinen seines Buches bekannt gewordenen Fälle gelegentlicher Ascidienbildung sich auf Halbrassen bezogen. Demnach wäre in einer becherbildenden Rasse eine Eigenschaft für Becherbildung in einem solchen Zustande anwesend — de Vries spricht hier von Semilatenz — dass nur ganz selten ein Becher in die Erscheinung tritt. In einer die Anomalie nicht zeigenden Rasse kann diese Eigenschaft dann natürlich fehlen, sie könnte aber auch latent anwesend sein. De Vries äussert sich zugunsten der zuletztgenannten Möglichkeit. „Trotz der Seltenheit der Ascidien spricht das wiederholte und in den einzelnen Familien sehr zerstreute Vorkommen dennoch deutlich für latente Erblichkeit", sagt er auf Seite 349 Bd. I der Mutationstheorie. Andererseits wäre zu bemerken, dass das Auftreten von Ascidien manchmal sosehr den Eindruck progressiver Entwickelung macht, — man denke an das Zustandekommen solch komplizierter Gebilde, wie die Kannenblätter der *Nepenthes*-Arten — dass man die Notwendigkeit, hier immer an degressive Entwickelung zu denken, nicht einzusehen vermag.

Wichtiger als diese Alternatieve scheint mir die Frage, ob es wirklich als ausgeschlossen betrachtet werden musz, dass die Anomalie auch als Mittelrassenmerkmal, oder gar als Artmerkmal in die Erscheinung treten kann. Ich glaube nicht und gründe meine Ansicht auf Tatsachen.

So beobachtete C. de Candolle [1]) bei *Ficus Krishnae* einen Fall von Becherbildung, der sich auf alle Blätter einer Pflanze erstreckte. Es versteht sich von selbst, dass hier von einem Auftreten der Anomalie als Halbrassen-

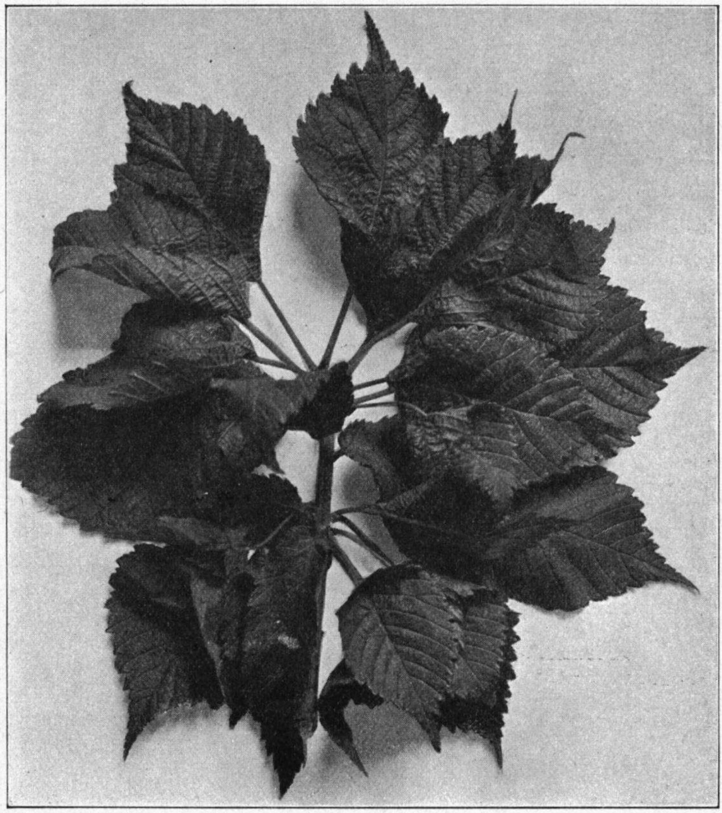


Fig. 1. Zweig eines fasciirten Individuums von Ulmus montana With, mit 16 Ascidien und nur 3 normalen Blättern.

[1]) C. de Candolle, Nouvelle étude des hypoascidies de Ficus, Bull. de l'herbier Boissier, IIe Série, 1902, no. 9 (zitiert nach Goebel, Organog. S. 23).

merkmal jedenfalls nicht die Rede gewesen sein kann.

Auf ein Beispiel aus eigener Erfahrung, in dem die Zahl der auf einer Pflanze gesammelten Ascidien so grosz war, dass man an ein Auftreten der Anomalie als Mittelrassenmerkmal zu denken genötigt wurde, bezieht sich unsere Textfigur 1. Sie stellt einen Zweig eines fasciirten Individuums von *Ulmus montana* With dar, das im botanischen Garten zu Groningen gezogen wird und von dem Herr Professor J. W. Moll die Güte hatte, mir Zweige zu übermitteln. Nicht weniger als 16 Ascidien zählt man an diesem Zweig, während nur 3 Blätter normal sind, und in ähnlicher Weise verhielten sich alle Zweige des Baumes. Offenbar haben wir es hier also zu tun mit einem Repräsentanten einer Varietät, die, um mit den Worten von de Vries zu reden, an Ascidien eben so reich ist, wie seine Mittelrasse von *Trifolium pratense quinquefolium* an vier- und fünfscheibigen Blättern.

Schliesslich erwähne ich noch ein Beispiel, das in dieser Beziehung vielleicht von Wichtigkeit ist, möglicherweise aber einer anderen Erklärung bedarf. Man wolle dazu die Textfigur 2 vergleichen, die nach einer Photographie hergestellt worden ist, welche ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. J. Massart (Brüssel) verdanke. Von einer *Zelkowa carpinifolia* oder *Planera crenata* (Ulmacee) in der Nähe von Laeken hatten alle Zweige bis auf einen nur normale Blätter, wie die Figur rechts sie zeigt, aufzuweisen. Ein einziger Zweig des Baumes, in der linken Figur abgebildet, trug dagegen ausschliesslich becherförmige Blätter. Abgesehen davon, dass bis jetzt, so viel ich weisz, für *Planera crenata* Ascidien nicht erwähnt wurden, könnte dieser Fall aus einer doppelten Ursache interessant sein. Erstens bekommt man den Eindruck, dass man den Zweig durch Pfropfen vervielfältigen und in dieser Weise eine konstante Becher-Rasse zustande bringen hätte können. In der Tat sieht es so aus, wie wenn eine Eigenschaft

für Becherbildung in dem anormalen Zweige auf vegetativem Wege plötzlich aktiv geworden wäre. Man achte besonders darauf, dass alle Ascidien gleich gut ausgebildet sind. Demnach wäre es nicht unmöglich, dass hier ein

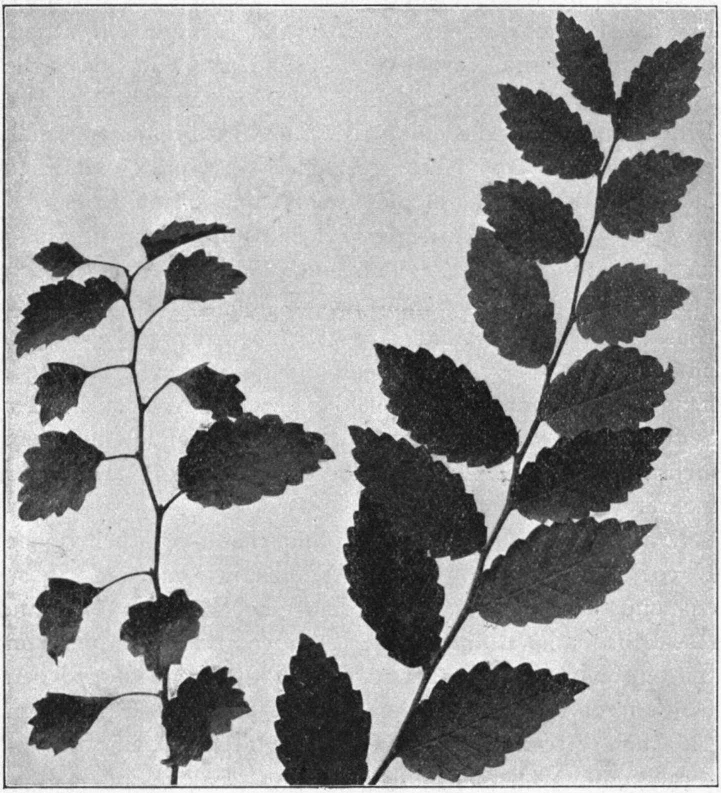


Fig. 2. Zelkowa carpinifolia oder Planera crenata.
Links: Zweig mit Ascidien. Rechts: Zweig mit normalen Blättern.

Fall vorliegt, in dem die Anomalie als Artmerkmal auftrat. Zweitens wäre, sollte unsere Vorstellung zutreffen, an dem Beispiele wichtig, dass es deutlich und z. B. besser als das gelegentliche Vorkommen von Ascidien auch bei

anderen Ulmaceen, für latente Erblichkeit spricht. Man kann sich nur schwer vorstellen, dass eine Eigenschaft auf vegetativem Wege neu entsteht, viel eher dagegen, dass sie aus dem latenten in den aktiven Zustand übertritt.

Unsere Bemerkungen über die Bedeutung der Ascidien für die Erblichkeitslehre resümierend, können wir sagen, dass kein Grund vorliegt, daran zu zweifeln, dass die Anomalie nicht auch, ebenso wie verschiedene andere Monstruositäten, das eine Mal als Halbrassenmerkmal, ein andermal als Mittelrassenmerkmal und schliesslich auch als Artmerkmal in die Erscheinung treten kann.

Wie oben bemerkt wurde, wird uns in dieser Mitteilung im besonderen die Einteilung der Ascidien in Gruppen gleichartiger Fälle beschäftigen. Schon sehr früh ist eine Klassifikation der Ascidien gegeben worden. Morren [1]) unterscheidet sie 1838 in einblättrige und mehrblättrige. Einblättrige nennt er solche, die durch Verwachsung der Seitenränder eines einzigen Blattes zustande kommen, mehrblättrige diejenigen, zu deren Entstehung zwei oder mehrere Blätter mitwirken.

Masters [2]) teilt in seinem rühmlichst bekannten Buche „Vegetable Teratology" die Ascidien in ähnlicher Weise ein und unterscheidet auszerdem eine dritte Gruppe von Ascidien, nämlich die becherförmigen Excrescenzen von Blättern. Mehrfach ist aber später die Ansicht ausgesprochen worden, dass es keinen essentiellen Unterschied zwischen einfachen Ascidien und solchen becherförmigen Excrescenzen gibt. So beobachtete Beyerinck [3]) in einer Kultur von *Dipsacus fullonum* eine Pflanze, die die beiden Blätter

[1]) C. Morren, Bull. Acad. Roy. Sci. Brux., V, 1838, S. 430—442, S. 582—586.

[2]) M. T. Masters, Vegetable Teratology, 1869, S. 312.

[3]) M. W. Beyerinck, Over regeneratieverschijnselen aan gespleten vegetatiepunten van stengels en over bekervorming, 1e Bijl. tot de 36e Verg. d. Ned. Bot. Ver., 27 Jan. 1883, S. 35.

eines Blatpaares ganz in Ascidien umgeformt zeigte, diejenigen des nächst höheren Paares jedoch nur teilweise. De Vries [1]) beschreibt für *Magnolia* Blätter mit auf dem Rücken aus der Spreite heraustretendem Mittelnerv und einem kleinen Becher an der Spitze dieses letzteren neben typisch monophyllen Bechern. Auch *Brassica* [2]) ist dafür bekannt, dass die Blätter bald ganz, bald nur im oberen Teil in Ascidien veränderen. In der Hauptsache unterscheidet man also gegenwärtig einblättrige und mehrblättrige Ascidien.

Monophylle Ascidien kommen verhältnismäszig häufig vor. Man siehe blosz die Liste von Beispielen, die de Vries [3]) in seiner Arbeit über die Erblichkeit der Synfisen gibt. Bald stehen sie seitlich am Stengel, bald weisen sie eine Beziehung zu dessen Vegetationspunkt auf. Danach kann man sie zu zwei verschiedenen Typen bringen, die man am besten als laterale und terminale monophylle Ascidien bezeichnet.

Die lateralen monophyllen Ascidien kann man wieder in drei verschiedene Rubriken untereinteilen, deren erste die Ascidien umfasst, welche durch Verwachsung der Seitenränder aus einem ganzen Blatte hervorgehen, eine zweite die becherförmigen Excrescenzen, die dritte endlich diejenigen Fälle, in denen ein Teilblättchen eines zusammengesetzten Blattes sich als Becher darbietet. Zu der ersten Rubrik gehören bekanntlich die meisten Beispiele. Die zweite Rubrik, sowie auch die dritte glaube ich mit je einem interessanten Beispiele bereichern zu können.

Ein hübsches Beispiel, das in die zweite Rubrik hineingehört, liefert uns das in Textfigur 3 dargestellte Rosenblatt aus meiner Sammlung. Es stammt von einem Strauch der

---

[1]) Hugo de Vries, Bot. Jaarb., VII, 1895, S. 164.

[2]) O. Penzig, Pflanzenteratologie, Bd. I, 1890, S. 260.

[3]) Hugo de Vries, ibidem, S. 177—180.

Gartenrose General Mac Arthur, der zahlreiche anormale Blätter, im besonderen solche mit gabeliger Teilung oder gar vollständiger Spaltung der Blättchenspreiten aufzuweisen hatte. Wie man sieht, ist die Blattspreite ungeteilt und aus dem Blattstiele und zwar aus dem obersten Teil



Fig. 3. Anormales Blatt der Gartenrose General Mac Arthur (Rosa indica fragrans hybrida).

Die Blattspreite ist ungeteilt und aus dem obersten Teile der Unterseite des Blattstieles entsteht ein langer mit Stacheln besetzter Faden, der in einem kleinen Becher endigt. Die weiszen Fleckchen rühren daher, dass das Blatt in einem Alcohol-Glycerin-Gemisch verweilt hatte, bevor es photographiert wurde.

der Unterseite entsteht ein langer mit Stacheln besetzter Faden, der in einem kleinen Becher endigt. Vielleicht musz diese Erscheinung mit dem von Jaeger und von

Kickx [1]) beschriebenen gelegentlichen Auftreten von kleinen Blättchen auf der Unterseite am Mittelnerven von Rosenblättern im Zusammenhang gebracht werden.

Auf ein, wie ich glaube, neues Beispiel für die dritte Rubrik bezieht sich unsere Fig. 1, Taf. IX. Eine *Poterium Sanguisorba* oder *Sanguisorba minor* aus unseren Dünen hatte ein anormales Blatt mit zwei kleinen Ascidien an der Stelle der beiden obersten gepaarten Blättchen des bekanntlich unpaarig gefiederten Blattes. Der Fall kann nicht wundernehmen, weil noch bei zahlreichen anderen Rosaceen — so bei *Rosa centifolia* [2]), *Fragaria vesca* [3]), u. s. w. — und auch bei vielen Leguminosen — man denke an die von de Vries [4]), Costerus [5]) u. a. beschriebenen abnormen Kleeblätter — die Erscheinung beobachtet worden ist, dass Ascidien an die Stelle von Teilblättchen eines zusammengesetzten Blattes traten. Die Annahme, dass allgemein in diesen Gruppen eine Eigenschaft für Becherbildung latent anwesend ist, gewinnt dadurch aber an Wahrscheinlichkeit.

Terminale monophylle Ascidien scheinen mir nur selten vorzukommen. Sie zerfallen in zwei Rubriken, indem sie bald dem weiteren Wachstum des Sprosses Einhalt tun, bald es nicht verhindern.

Von terminalen monophyllen Ascidien, die den Spross in seiner Entwickelung zu hindern vermögen, kenne ich nur ein einziges Beispiel. De Vries erwähnt es auf Seite 171 seiner Arbeit über die Erblichkeit der Synfisen. Durch wechselständige Blattstellung abweichende Zweige der gewöhnlich dekussiertblättrigen *Boehmeria macrophylla* fand

[1]) Zitiert bei O. Penzig, Pflanzenteratologie, Bd. I, S. 442—443.

[2]) Penzig, Bd. I, S. 437.

[3]) J. C. Costerus und J. J. Smith, Studies in tropical Teratology, Ann. du Jard. bot. de Buit., Bd. XIX, 1904, S. 61—84.

[4]) Hugo de Vries, Bot. Jaarb., VII, 1895, S. 168—169.

[5]) J. C. Costerus, ibidem, IV, S. 13.

er zweimal von einem einblättrigen Becher abgeschlossen. Der Stiel des Bechers war hohl und umgab so eng den immerhin vorhandenen Vegetationspunkt des Stengels, dass derselbe nicht imstande war auszuwachsen.

Terminale monophylle Ascidien, die den Spross im Wachstum nicht hinderlich sind, scheinen etwas häufiger vorzukommen. Harris[1]) beobachtete solche Ascidien bei einer *Agave americana* und bei einer *Gasteria*. Aus den von ihm für beide Pflanzen gegebenen Abbildungen ist deutlich ersichtlich, dass der Spross sich normal weiter entwickelte und dabei den Becher zerrisz. Hinck's[2]) beschrieb für *Tulipa Gesneriana* einen Fall, „in which the leaf on the stem, folding around it, had cohered by its edges, so as to completely inclose the flowerbud, which as it enlarged, carried up the upper part of the leaf, like the calyptra of a moss." Die Erscheinung wurde später noch zu wiederholten Malen wahrgenommen und auch unseren Blumenzwiebelzüchtern, die hier von Tulpen „mit einem Hut" sprechen, ist sie wohlbekannt. Schliesslich sei noch einmal auf die oben schon erwähnten *Polygonatum*-Ascidien als Beispiele für durchwachsene terminale monophylle Ascidien hingezeigt.

Wir kommen jetzt zu den mehrblättrigen Ascidien. In weitaus den meisten Fällen haben wir es hier mit diphyllen Ascidien zu tun. De Vries nennt auf Seite 181 seiner Arbeit über die Erblichkeit der Synfisen triphylle Becher schon äusserst selten und gibt als Beispiele einzig eine tricotyle Keimpflanze in einer Aussaat einer tricotylen Rasse von *Silene inflata*, die die drei Blätter des ersten Blattwirtels mit einander verwachsen zeigte, und ein Individuum von *Eryngium maritimum*, bei dem drei in einem

[1]) J. A. Harris, Ascidia in Gasteria and Agave, J. of the Miss. Bot. Gard., 1911, S. 126—132.

[2]) W. Hincks, Rept. Brit. Ass. Adv. Sci., VII, 1839, S. 120.

Kreise angeordnete Blätter zu einem den Stengel eng umschliessenden Trichter zusammengetreten waren. Wir wollen uns deshalb hier nur mit den diphyllen Ascidien weiter beschäftigen.

Ebenso wie die monophyllen, kann man auch die zweiblättrigen Ascidien in solche unterscheiden, die keinerlei Beziehung zum Vegetationspunkt eines Sprosses aufzuweisen haben und in solche, die terminal, um den Vegetationspunkt herum, entstanden. Im Gegensatz aber zu dem, was wir für die einblättrigen Ascidien sahen, gehören hier die meisten Beispiele wohl dem terminalen Typus an.

Nicht-terminale diphylle Ascidien werden in die Erscheinung treten können, wenn zwei Blattanlagen sich einander näheren oder ein Blatt oder auch ein Teilblättchen eines zusammengesetzten Blattes sich gabelt und zugleicherzeit Becherbildung eintritt. Nach Penzig findet letzteres bisweilen bei *Phaseolus vulgaris* und *Gleditschia*-Arten statt. Beispiele für die zuerst genannten Möglichkeiten findet man in de Vries' oben zitierter Arbeit, bei Penzig, u.s.w.

Beispiele für terminale diphylle Ascidien liefern uns an erster Stelle die oben erwähnten amphisyncotylen Keimpflanzen. Aber auch Laubblätter können um den Vegetationspunkt herum mit einander verwachsen, so nach de Vries [1]) bei *Boehmeria macrophylla, Crassula arborescens, Anagallis grandiflora* und *Antirrhinum majus.*

Interressant im Zusammenhang mit dem, was in dieser Mitteilung noch folgen wird, ist, dass die terminalen diphyllen Ascidien im Gegensatz zu den monophyllen meistens das Sprosswachstum mehr oder weniger beeinträchtigen. Der Vegetationspunkt kommt dabei durchaus nicht in Wegfall, sondern scheint nur durch die Anwesenheit des Bechers zu sehr in die Klemme zu geraten, um sich normal entwickeln zu können. So treiben amphicotyle

---

[1]) Hugo de Vries, Bot. Jaarb., VII, 1895, S. 180.

Keimpflanzen nach den Erfahrungen von de Vries[1]) in der Regel keinen Stengel, lassen nur die Cotylen bedeutend an Grösse zunehmen und sterben nach längerer Zeit. Der Vegetationspunkt ist dennoch vorhanden, denn bisweilen kommt die Plumula seitlich aus dem Cotylbecher zum Vorschein (*Centranthus macrosiphon*, *Mercurialis annua*) und de Vries beschreibt, wie er einmal eine amphicotyle Keimpflanze in einer Aussaat seiner syncotylen *Helianthus annuus*-Rasse durch Aufschneiden des Cotylbechers zum Treiben des Stengels bringen konnte. Auch die terminalen diphyllen Laubblattbecher vermögen häufig das Sprosswachstum zu unterdrücken und auch hier mag ein Vegetationspunkt wohl immer anwesend sein. De Vries[2]) untersuchte genau die endständigen zweiblättrigen *Boehmeria*-Ascidien und fand den Vegetationspunkt so eng von dem von den verwachsenen Blattstielen gebildeten Röhrchen umschlossen, dass von einer weiteren Entwickelung nicht die Rede sein konnte. Andere Fälle sind nicht so eingehend studiert worden, aber es unterliegt keinem Zweifel, dass die Sachlage vielfach dieselbe war, wie die hier für *Boehmeria* geschilderte, namentlich wenn auf ein Zusammengehen von diphyllen terminalen Ascidien und von Syn- und Amphicotylie hingezeigt werden konnte, wie de Vries[3]) es z. B. für *Anagallis grandiflora* und *Antirrhinum majus* tut.

Wir haben somit gesehen, dass die Ascidien hauptsächlich in einblättrige und zweiblättrige unterschieden werden können, dass beide Arten von Ascidien lateral und terminal an den Sprossen vorgefunden werden, und dass die terminalen Ascidien bald das weitere Wachstum des Sprosses nicht verhindern, was namentlich für die einblättrigen gilt, bald es mehr oder weniger unterdrücken, ohne jedoch

[1]) Hugo de Vries, Die Mutationstheorie, Bd. II, S. 321—322.
[2]) Hugo de Vries, Bot. Jaarb., VII, 1895, S. 170.
[3]) Hugo de Vries, ibidem, S. 174.

den Vegetationspunkt in Wegfall zu bringen, was besonders von den zweiblättrigen gesagt werden kann.

Zweck der vorliegenden Mitteilung ist nun darzutun, dass es neben diesen Ascidien noch eine zweite Hauptgruppe von Ascidien gibt, die als Sprossbecher den bis jetzt behandelten oder Blattbechern gegenübergestellt werden können.

Die Blattbecher sind echte Synfisen, auch wenn sie terminal stehen, und mit dem Verschwinden eines Vegetationspunktes haben sie nichts zu tun, wenn sie auch, wie wir das oben gesehen haben, manchmal die weitere Entwickelung des vorhandenen Vegetationspunktes zu verhindern vermögen.

Daneben gibt es aber Becher, und zwar terminale Becher, bei deren Entstehung der Vegetationspunkt des Sprosses ganz und gar verschwindet, die nicht von Hause aus Blattsynfisen sind und einen ganz anderen Ursprung haben.

Zwei Beispiele habe ich kennen gelernt und genau studiert. Ich werde sie im folgenden Paragraphen eingehend behandlen. Daselbst werden wir auch der Frage nähertreten, durch welche Ursache solche Becher hervorgerufen werden. Es wird sich herausstellen, dass ihrem Entstehen die Eigenschaft der betreffenden Pflanzen zugrunde liegt, gelegentlich an Stellen, wo es nicht geschehen soll, das Stengelwachstum einzustellen. Geschieht dies, wenn sich in der Nähe des Vegetationspunktes keine junge Blattanlage befindet, so wird kein Becher zum Vorschein gerufen. Im entgegengesetzten Falle tritt ein kleinerer oder gröszerer Becher in die Erscheinung. Wie das genau zu verstehen ist, wollen wir in einem weiteren Paragraphen untersuchen und dort werden wir auch sehen, warum sich der Name Sprossbecher für unsere neue Gruppe von Ascidien eignet.

Bevor ich dazu schreite, die Beobachtungen zu be-

schreiben, die mich zu obiger Auffassung führten, darf ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass dieselbe durchaus nicht neu ist. Sie ist schon ausgesprochen worden, nur in einer anderen Form und weniger scharf präzisiert, von Beyerinck und zwar im Jahre 1883 in seiner oben bereits zitierten in holländischer Sprache verfassten Mitteilung über Regenerationserscheinungen an gespaltenen Stengelvegetationspunkten und über Becherbildung.

Beyerinck bekam Pflanzen der dekussiertblättrigen (mit *Veronica longifolia* verwandten) *Veronica maritima* zu Gesicht, deren Stengel von einem kurzen unverzweigten Fädchen von der Structur eines reduzierten Stengels und mit einer einzigen Blattspur abgeschlossen wurde. Andere Individuen endigten in einem monophyllen Becher, dessen Stiel im unteren Teile Stengelstructur hatte, im oberen dagegen ein wohlentwickeltes Blattgefässbündel aufzuweisen hatte, wie ein Blattstiel. Schliesslich beobachtete Beyerink auch zweiblättrige terminale Ascidien, deren Stiel im unteren Teil gleichfalls wie ein Stengel gebaut war, im oberen aber zwei Blattspuren führte. Auch Achselknospen gestalteten sich manchmal zu Fädchen oder Ascidien um, die offenbar einem ganzen Seitenzweig gleichzustellen waren. Beyerinck folgerte aus diesen Wahrnehmungen, dass in den betreffenden Sprossen eine Tendenz, das Sprosswachstum einzustellen, gewirkt hatte. Je nachdem keine oder eine Blattlage oder auch zwei Blätter im ersten Stadium der Entwickelung in der Nähe des Vegetationspunktes vorhanden waren, als das Sprosswachstum erlosch, würden einfache Fädchen oder monophylle oder diphylle Ascidien zum Vorschein getreten sein.

Einen Beweis für die Richtigkeit seiner Auffassung meinte Beyerinck in einer gleichartigen, von ihm bei anormalen Kohlpflanzen beobachteten Erscheinung erblicken zu dürfen. Eine Varietät von *Brassica oleracea acephala* zeigte sich ihm einer sehr eigentümlichen Zerreiszung des

Vegetationspunktes unterworfen. Die beiden dadurch entstandenen Teile kamen einander bald ungefähr gleich an Grösze, bald spalteten sich ganz winzige Teile des Vegetationspunktes von demselben ab. Letztere konnten sich nun auf die Dauer als kurze Fädchen erhalten, sie konnten sich aber auch zu Ascidien ausbilden. Sie benahmen sich somit gerade so wie die oben beschriebenen *Veronica*-Sprosse. Es lag nun aber mehr auf der Hand, ein mangelndes Entwickelungsvermögen der Sprosse für die ganze Erscheinung verantwortlich zu machen.

Beyerinck hat nicht bewiesen, weder für *Veronica maritima*, noch für seine Kohlpflanzen, dass ein Vegetationspunkt an den nach ihm in Ascidien umgewandelten Sprossen nicht mehr vorhanden war. Folglich konnte Zweifel daran bestehen bleiben, ob tatsächlich das Aufhören des Sprosswachstums hier das Primäre und das Auftreten von Ascidien Folge davon war, und liess sich immer noch die Meinung verteidigen, dass echte Blattsynfisen vorlagen, die in ähnlicher Weise, wie die oben beschriebenen Cotylbecher u. s. w. das Auswachsen des Sprossscheitels zu verhindern imstande waren. Ich habe auf diesen Punkt besonders geachtet und ich glaube im Folgenden dartun zu können, dass Beyerinck recht gehabt hat. In den von mir studierten und hier zu beschreibenden Fällen war sicher kein Vegetationspunkt mehr vorhanden und war es ohne weiteres klar, dass es das Aufhören des Stengelwachstums war, das die Becher hervorrief, und nicht umgekehrt das Auftreten der Ascidien die Unterdrückung des Sprosswachstums bedingte.

II. Die Sprossbecher von Spinacia und Oenothera.

Zu der Erkenntnis, dass es neben den gewöhnlichen Ascidien, die echte Blattsynfisen sind, noch einen zweiten

Haupttypus von Ascidien gibt, für den sich der Name Sprossbecher eignet, bin ich gekommen durch ein genaues Studium von Ascidien, die ich bei *Spinacia oleracea* L. und bei Arten von *Oenothera* beobachtete. Hierüber möge jetzt näheres mitgeteilt werden.

Vor einigen Jahren züchtete ich von allen käuflichen Varietäten von *Spinacia oleracea*, mit runden und mit stacheligen Früchten, eine gröszere Anzahl von Individuen. In diesen Kulturen boten sich mir unzählbare Ascidien dar, was nicht wundernehmen konnte, da für *Spinacia* wiederholt in der Literatur das Auftreten von Ascidien erwähnt wurde. Ich benutzte gerne die Gelegenheit, sie näher zu studieren, und kam in dieser Weise zu der oben erwähnten Auffassung, in der ich dann durch Beobachtungen an Arten von *Oenothera* bestärkt wurde. Nicht alle Varietäten erwiesen sich zu meinem Zwecke gleich dienlich. Einige waren sehr reich an Ascidien, andere weniger. Es ist dies eine Beobachtung, die mit der oben zitierten Mitteilung von de Vries über das Vorkommen von Ascidien bei verschiedenen Rassen von *Magnolia obovata* in Einklang steht. Ich schreite jetzt zu der Beschreibung meiner Beobachtungen an den lebenden Pflanzen und der Resultate der näheren Untersuchung.

Gleich musz hier die Bemerkung gemacht werden, dass ich die Ascidien nur bei weiblichen Pflanzen gesehen habe, nicht bei männlichen. Es hängt dies mit der verschiedenen Ausbildung von männlichen und weiblichen Pflanzen zusammen.

Erstere haben anfänglich einen unverzweigten Stengel und die Blüten sitzen in gabelig beginnenden, in Wickeln übergehenden Knäueln in den Blattachseln. Von diesen Inflorescenzen musz angenommen werden, dass sie seitlich an ganz kleinen Seitenachsen erster Ordnung stehen, denn später entwickeln diese sich weiter und nehmen dabei oft die zuerst entstandene Inflorescenz mit empor. Immer

weitere Blütenknäuel bringen sie nun hervor und infolgedessen entstehen unterbrochene achselständige Scheinähren, welche gänzlich unbeblättert sind. Letzteres ist die Ursache davon, dass man bei männlichen Pflanzen vergebens nach Ascidien sucht, wie man verstehen wird, wenn ich die Ascidien der weiblichen Pflanzen beschrieben haben werde. Dagegen lieferten meine männliche Pflanzen mir eine schöne Zwangsdrehung.

Im Gegensatz zu den männlichen zeigen weibliche Pflanzen eine reiche Blattentwickelung an den Blütensprossen und gleiches gilt für diejenigen abnormen weiblichen Pflanzen, welche zugleicherzeit männliche Blüten tragen. Eine weibliche Pflanze fängt gleichfalls damit an, in den Laubblattachseln des unverzweigten Stengels gedrängte Blütenstände hervorzubringen. Auch hier entwickeln sich später die Achselzweige und werden die ursprünglich am Hauptstengel stehenden Knäuel häufig ein wenig aus ihren Achseln gehoben. Jetzt aber erzeugt der Blütenspross in der Nähe seiner Spitze ein Blatt mit dreieckiger Spreite und breitem geflügeltem Stiel und in der Achsel dieses Blattes einen neuen Blütenstand (Taf. X, Fig. 1). Wenn der Seitenzweig noch jung ist, fehlt die Inflorescenz noch und scheint das Blatt terminal auf dem Seitenzweig zu stehen (Taf. X, Fig. 2). Später aber kommt die Inflorescenz zum Vorschein, und noch später setzt, scheinbar unterhalb der Inflorescenz, tatsächlich natürlich oberhalb derselben, der Seitenzweig sein Wachstum fort und erzeugt aufs neue, zuerst ein scheinbar terminales Blatt, nun an der entgegengesetzten Seite, dann einen weiteren blattachselständigen Blütenknäuel (Textfig. 4, rechtes Bild). So geht es weiter, bis der Achselspross zuletzt zahlreiche Inflorescenzen, gestützt von Blättern, in zweizeiliger Anordnung hervorgebracht hat (Taf. IX, Fig. 2). Das bis hier Beschriebene bezieht sich nur auf den oberen Teil des Stengels einer weiblichen Pflanze. Im unteren Teile findet man in den Blattachseln

keine Blütenstände, sondern Seitenzweige erster Ordnung, die sich ebenso benehmen, wie der Hauptstengel in seinem oberen Teile, also Zweige zweiter Ordnung mit zahlreichen Blütenständen und Blättern tragen. Im alleruntersten Teile sind sogar die Sprosse zweiter Ordnung noch normale Verzweigungen und erst diejenigen dritter Ordnung die Blütentragenden. Dort, wo am Hauptstengel, von oben nach unten gehend, die unmittelbar Blüten hervorbringenden Zweige aufhören und Seitenzweige anfangen, deren Achselsprosse erst die Blüten erzeugen werden, findet man bisweilen die beiden Typen von Seitenzweigen in einer selben Blattachsel zusammen anwesend.

Jetzt sind wir also imstande, auseinanderzusetzen, an welchen Stellen bei weiblichen Pflanzen Ascidien vorgefunden werden können. Bequemlichkeitshalber beschränken wir unsere Beschreibung auf den oberen Teil des Stengels. Im einfachsten Falle sieht man hier neben einer blattachselständigen Blütengruppe einen kleineren oder gröszeren Becher (Taf. IX, Fig. 3 und 4). Man wird alsbald dadurch getroffen, dass in den höheren und tieferen Blattwinkeln in der Regel normal entwickelte Blütensprosse vorhanden sind, während in der Achsel mit dem Becher neben der Blütengruppe vom Auswachsen eines Achselsprosses nicht die Rede ist. In dieser Weise erlangt man sofort die Gewiszheit, dass ein kausaler Zusammenhang zwischen dem Auftreten eines Bechers und dem Aufhören des Wachstums eines Blütensprosses besteht. Ascidien beobachtete ich ausserdem an verschiedenen Stellen der Blüten tragenden Sprosse, und zwar immer dort, wo der Spross sich weiter hätte verlängern sollen. So fand sich besonders häufig ein lang gestielter Becher unterhalb (i. e. oberhalb) der Inflorescenz in der Achsel des ersten Blattes (Textfig. 4, linkes Bild, Taf. IX, Fig. 5). Dieser Becher konnte normal kräftig entwickelt sein, aber sich auch als unscheinbares zartes Fädchen darbieten (Taf. IX, Fig. 6). In

anderen Fällen erzeugte der Spross zwei Blätter mit Blütenknäueln in den Achseln und schloss dann sein Wachstum durch Bildung eines Ascidiums unterhalb des obersten Blütenstandes ab (Taf. IX, Fig. 7), u. s. w.

In seiner Mitteilung über die Erblichkeit der Synfisen hat de Vries[1]) auf das Vorkommen einer sogenannten Periode bei der Entstehung von Blattbechern hingezeigt. Die Gestalt des Bechers hängt von seiner Anheftungsstelle

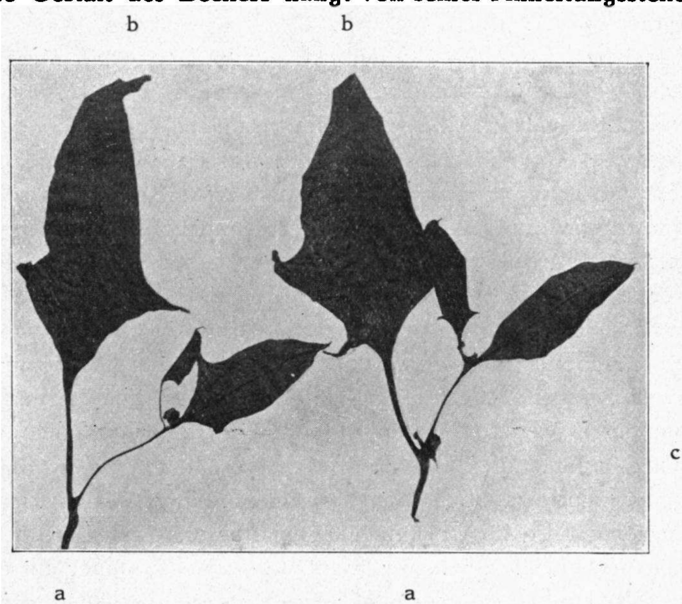


Fig. 4. Spinacia oleracea, weibliche Pflanze.

Rechts: Stück eines Hauptstengels (a) mit Blatt (b) und blattachselständiger Inflorescenz (c). Ein Blütenspross ist ausgewachsen und hat zwei Blätter mit achselständigen Inflorescenzen erzeugt.

Links: Wie oben, aber ein Becher ist an die Stelle des zweiten Gliedes der Blütenachse getreten.

am Zweige ab. Anfang und Ende des Zweiges sehen dabei einander ähnlich, die Mitte weicht ab (*Magnolia*).

---

[1]) Hugo de Vries, Bot. Jaarb., VII, 1895, S. 164.

Etwas ähnliches habe ich gelegentlich auch für meine Spinatbecher feststellen können. So sieht man bisweilen an einer nämlichen Pflanze in auf einander folgenden Blattachseln ein normales Blatt mit Blütengruppe, ein sehr kleines Becherchen, einen groszen aber sehr untiefen Becher, wieder einen kleinen gut entwickelten Becher und schliesslich wieder ein normales Blatt mit Blütenknäuel. Das Herrschen einer gewissen Periodicität ist in solchen Fällen unverkennbar.

Schon im ersten Augenblick bekam ich den Eindruck, dass ich es bei *Spinacia* nicht mit echten Blattsynfisen zu tun hatte, wie ich sie von anderen Pflanzen kannte, sondern dass die Ascidien einem ganz besonderen Typus angehörten und durch becherförmiges Auswachsen der Sprosse in die Erscheinung traten. Dieser Eindruck drängte sich mir wohl an erster Stelle dadurch auf, dass das Auftreten der Ascidien auf jeden Fall mit dem Aufhören des Wachstums der Blütensprosse kausal verknüpft war und sie dabei einblättrig waren. Oben haben wir die Erscheinung zwar kennen gelernt, dass echte Blattsynfisen terminal, um einen Vegetationspunkt herum, entstehen können und dann manchmal das Sprosswachstum mehr oder weniger beeinträchtigen, aber dies gilt namentlich für mehrblättrige Ascidien, also für Cotylbecher, für diphylle terminale Laubblattbecher, u. s. w. Mir war und ist noch immer nur ein Fall bekannt, in dem monophylle terminale Ascidien die weitere Entwickelung der Vegetationspunkte zu verhindern imstande waren: ich denke an die oben erwähnten von de Vries für durch wechselständige Blattstellung abweichende Zweige der *Boehmeria macrophylla* beschriebenen Becher. Sehr beweiskräftig für den Satz, dass monophylle terminale Ascidien gleichfalls das Sprosswachstum zu unterdrücken vermögen, ist dieses Beispiel zudem nicht, denn die Zweige, um die es hier geht, waren nicht normal und hätten eigentlich dekussierte Blätter aufweisen sollen.

Zweitens kamen die Becher mir gleich verdächtig vor, weil ich die gewöhnlichen Laubblätter meiner *Spinacia*-Pflanzen merkwürdigerweise niemals in Becher umgewandelt fand. Sollten sie lediglich infolge der Neigung des Spinat, Blattsynfisen zu erzeugen, hervorgerufen worden sein, so wäre nicht zu verstehen, weshalb nicht auch die Blätter des Hauptstengels gelegentlich tutenförmig gesehen wurden. Eines und das andere macht es begreiflich, dass ich bald zu zweifeln anfing, ob meine Spinat-Becher wirklich von Haus aus Blattsynfisen waren und dass der Gedanke auftauchte, dass ich es mit einem ganz neuen Typus von Ascidien zu tun hatte, mit in Becher auslaufenden Sprossen oder Sprossbechern, die ich mir etwa infolge des Erlöschens der Wirksamkeit der Vegetationspunkte der Blütensprosse hervorgerufen dachte.

In diesem Gedanken wurde ich bestärkt, als ich die Erfahrung machte, dass das Auftreten eines Bechers nicht nur mit dem Aufhören des Wachstums eines Blütensprosses zusammenging, sondern dass es für das unbewaffnete Auge auch das gänzliche Verschwinden des Vegetationspunktes mit sich brachte. Hierdurch wurde der Gegensatz mit dem Zustande der die weitere Entwickelung der Vegetationspunkte verhindernden terminalen Blattbecher schärfer, denn hier hat man in der Regel, so de Vries für Amphicotylen, für *Boehmeria*, u. s. w., auf das deutliche Vorhandenbleiben der Vegetationspunkte hingezeigt. Vielleicht aber war ein Vegetationspunkt doch anwesend und seine Existenz blosz mit Hilfe des Mikroskops nachweisbar?

Um hinsichtlich dieser Frage Gewiszheit zu erlangen, muszte ich damit anfangen, genau die Stelle zu bestimmen, wo ein eventuell noch vorhandener Vegetationspunkt erwartet werden durfte. Dies liesz sich auf zwei Weisen zustandebringen. Der Becherstiel war nicht hohl, wie es z. B. nach de Vries bei den terminalen Ascidien von *Boehmeria* der Fall war. Ein Querschnitt zeigte im Gegen-

teil ganz dieselbe Structur, wie der Querschnitt einer korrespondierenden Stelle eines Blütensprosses, der sich normal entwickelt hatte. Man vergleiche die Figuren 8 und 9, Taf. X, deren die erste sich auf einen Becherstiel, die zweite auf eine normale Blütenachse bezieht. Die Stiele der Blütensprossblätter hatten dazu ganz anderen Bau, wie aus Fig. 10, Taf. X, ersichtlich ist. Aus diesen anatomischen Beobachtungen ging hervor, dass der Becherstiel nichts anders als ein Sprossglied der Blütenachse war. Ein Vegetationspunkt war somit nur in den Nähe seiner Spitze, also dort wo der Becherstiel in den Becher übergeht, zu erwarten. Noch auf einem ganz anderen Wege kam ich zu demselben Schlusse. Wenn man eine grosze Anzahl von Bechern durchmustert, stellt man gleich fest, dass alle möglichen Uebergänge vorhanden sind von schön tutenförmigen Ascidien zu sehr untiefen, die von einem flachen Blatte nur durch die Anwesenheit eines schmalen aufstehenden Saumes am Fusze der Blattspreite unterschieden sind (Taf. X, Fig. 3—7). Man darf sogar sagen, dass durch solche Stadien alle Uebergänge zwischen normalen Blättern, mit Blattstiel und Blütengruppe in der Achsel und Vegetationspunkt unterhalb (eigentlich oberhalb) derselben, und wohlausgebildeten Bechern existieren. Man findet Stadien mit einem sehr kurzen Blattstiele und ohne Blütengruppe in der Blattachsel; solche, wo von einem Blattstiele nicht mehr die Rede sein kann und doch noch nicht vom Auftreten eines Bechers: das Blatt verliert jetzt blosz seine charakteristische Rautenform und wird mehr rundlich, dadurch verratend, dass es im Begriff war, in Becher zu verändern (Taf. X, Fig. 3); schliesslich begegnet man jenen Fällen, in denen sich ein schmaler Saum an der Basis der Blattspreite erhebt und somit die Tutenform ins Leben gerufen wird. Wenn noch ein deutlicher Blattstiel vorhanden ist, wird niemand daran zweifeln, dass der Vegetationspunkt des Blütensprosses in der Nähe des

Anheftungspunktes des Blattstieles zu suchen ist. Ist der Blattstiel unsichtbar klein geworden, aber ein Becher noch gerade nicht entstanden (Taf. X, Fig. 3), so musz der Vegetationspunkt natürlich an der Uebergangsstelle von Spross und Blattspreite liegen. Hat man es zuletzt mit einem Becher zu tun, so versteht es sich von selbst, dass ein etwa noch vorhandener Vegetationspunkt entweder im Grunde des Bechers oder am Becherstiel in der Nähe des Bechers und an der Seite gegenüber dem Mittelnerven desselben gesucht werden soll.

Nachdem ich also in doppelter Weise festgestellt hatte, wo ein Vegetationspunkt eventuell noch anwesend sein könnte, galt es, diese Stellen genau zu untersuchen. Ich fixierte dazu in der üblichen Weise einige Ascidien mit Alcohol-Eisessig, führte sie in Paraffin über und zerlegte dann ihren basalen Teil mitsamt dem oberen Teile der Becherstiele mit Hilfe des Mikrotoms in Schnitten. Dabei sorgte ich dafür, dass das Messer parallel mit der Medianebene der Becher durch die Objekte geführt wurde, und selbstverständlich, dass kein einziger Schnitt verloren ging. In keinem Schnitte wurde auch nur die geringste Spur der Existenz eines Vegetationskegels entdeckt, weder am Becherstiele, noch im Grunde des Bechers. Namentlich war die Innenseite des Bechers, wo man noch am ehesten im Zusammenhang mit dem über die terminalen Blattbecher Bekannten einen Vegetationspunkt hätte erwarten können, ganz glatt und zeigte überall eine gleichmässige Krümmung. Damit wurde es also sicher, dass die *Spinacia*-Ascidien einem ganz besonderen Typus angehörten, terminal aber gekennzeichnet durch den gänzlichen Verlust des Vegetationskegels. Der Gedanke gewann nun Boden, dass sie auch keine echte Blattsynfisen waren, sondern eben dem unwirksam Werden der Vegetationspunkte zufolge entstanden.

Ich musz an dieser Stelle an einen oben schon erwähnten

Versuch erinnern, den de Vries an terminalen diphyllen Bechern, die echte Blattsynfisen waren, mit noch vorhandenem wiewohl eingeklemmtem Vegetationspunkt, vorgenommen hat. Bei einer amphicotylen Keimpflanze seiner syncotylen *Helianthus annuus*-Rasse operierte er den Becher und stellte fest, dass der Vegetationspunkt sich nun wieder zu entwickeln imstande war und sogar eine blühende Pflanze erhalten werden konnte. Hieran denkend habe ich in meinen Spinatkulturen zahlreiche Pflanzen in derselben Weise behandelt. Niemals hat sich auch nur die geringste Spur eines Auswachsens der Vegetationspunkte nachweisen lassen. Vom selben Gedanken ausgehend, bin ich noch in einer anderen Weise zu Werke gegangen. Es war mir aufgefallen, dass, wenn man den Hauptstengel einer weiblichen Spinat-Pflanze abschneidet, die Seitenzweige sich durchaus kräftig zu verlängern anfangen. Deshalb habe ich eine Anzahl Pflanzen mit schönen Ascidien in den Achseln der Blätter des Hauptstengels dekapitiert, dafür sorgend, dass mehrere Seitenzweige in Blattachseln oberhalb der Ascidien zum Vergleich vorhanden blieben. Ich habe diese Handlung entweder von Aufschneiden der Becher begleitet sein lassen oder nicht. Immer stellte sich ein üppiger Wuchs der Seitenzweige oberhalb und unterhalb der Ascidien ein, aber niemals erzielte ich die geringste Veränderung in den Blattachseln mit Bechern. Das negative Resultat dieser Versuche spricht gleichfalls dafür, dass der Vegetationspunkt eines Blütensprosses ganz und gar in Wegfall kommt, wenn ein Becher in die Erscheinung tritt, und ist eine Bestätigung des auf anatomischem Wege erreichten Schlusses.

Nicht uninteressant ist es, hier daraufhinzuweisen, dass de Vries in seiner Abhandlung über die Erblichkeit der Synfisen über die Becher von *Spinacia* auch schon sagt, sie seien dem einzigen Blatte eines nicht entwickelten Sprosses

gleichzustellen [1]). Er betrachtet aber offenbar in diesem Falle die beiden Erscheinungen: Aufhören des Spross-wachstums und Auftreten eines Bechers als unabhängig von einander und die Ascidien als echte Blattsynfisen. Ich glaube dagegen behaupten zu dürfen, dass eine Kausalität zwischen den beiden Erscheinungen besteht, dass die Ascidien keine gewöhnliche Blattsynfisen sind und dem Erlöschen der Wirksamkeit der Vegetationspunkte der Blütensprosse zufolge in die Erscheinung treten.

Auszer dem gänzlichen Fehlen der Vegetationskegel gibt es nämlich noch ein Paar weitere Argumente, die dafür sprechen, dass wir es bei *Spinacia* nicht mit echten Blattsynfisen zu tun haben. So könnte ich noch einmal an die oben schon erwähnte und dort gewürdigte Tatsache erinnern, dass trotz der Häufigkeit der Ascidien die gewöhnlichen Laubblätter niemals in Becher umgewandelt gefunden wurden. Von besonderer Wichtigkeit ist aber in dieser Beziehung die Beobachtung, dass die *Spinacia*-Becher oft so klein sind, dass man nicht mehr von Bechern reden kann, sondern nur noch von Fädchen. Es gibt Fädchen ohne eingedrückte Spitze; aber man findet auch solche mit einem äusserst kleinen Becher an ihrem Ende (Taf. IX, Fig. 6). In dieser Weise bestehen wieder alle möglichen Uebergänge von einfachen Fädchen bis zu wohlausgebildeten Ascidien. Es kommt mir vor, dass durch diese Eigentümlichkeit die *Spinacia*-Ascidien scharf von den echten Blattsynfisen unterschieden sind. Mir ist es undenkbar, dass die bekannten monophyllen Blattbecher von *Saxifraga crassifolia*, von *Tilia* u. s. w. sich jemals als Fädchen darbieten würden. In der Tat habe ich, z. B., trotz der grössten Sorgfalt und der groszen Zahl der untersuchten Individuen nie Fädchen gefunden bei einer Pflanze, wie *Saxifraga crassifolia*, die doch wegen der

[1]) Hugo de Vries, Bot. Jaarb., VII, 1895, S. 176.

Häufigkeit, mit der sie Ascidien hervorbringt, geradezu berühmt ist. Und so möchte ich noch einen Schritt weiter gehen und die Behauptung aufstellen, dass, wenn man in der Literatur für eine bestimmte Pflanzenart auszer von Ascidien auch von Fädchen gesprochen findet, man ruhig annehmen darf, dass die Ascidien nicht echte Blattsynfisen waren, sondern in die Gruppe der *Spinacia*-Becher hineingehörten, wobei vielleicht nur für die Endblättchen der gefiederten Blätter der Leguminosen und Verwandten eine Ausnahme gemacht werden musz.

Sind wir darüber einig, dass es einen prinzipiellen Unterschied zwischen den *Spinacia*-Bechern und normalen Blattsynfisen gibt, so bietet sich die Frage dar, wie man sich dann das Entstehen jener Ascidien vorstellen soll. Auch hierüber belehren uns die Erkenntnis, dass die Vegetationskegel der Blütensprosse gänzlich in Wegfall kommen, wenn Becher in die Erscheinung treten, sowie das Vorkommen von nicht becherförmigen kurzen Fädchen. Wir schliessen daraus, dass die Ascidien einer dem Spinat zukommenden Eigenschaft zufolge, gelegentlich das Sprosswachstum einzustellen, entstehen. Geschieht dies, wenn keine Blattanlage in der Nähe des Vegetationspunktes anwesend ist, somit im Anfange der Entwickelung eines neuen Sprossgliedes der Blütenachse, so entsteht ein kurzes einfaches Fädchen. Geschieht es, wenn das Blatt, das die neue Infloresecenz stützen wird, schon angelegt worden ist, so entsteht ein Becher, klein, wenn das Wachstum von Spross und Blattanlage bald aufhört, gröszer, wenn es erst später eingestellt wird. Warum der Spross becherförmig wird, das wollen wir im nächsten Paragraphen untersuchen. Hauptsache für uns ist es jetzt festzustellen, dass ein kausaler Zusammenhang besteht zwischen einer primären Erscheinung: gelegentliches Erlöschen des Wachstums der Blütenachsen und der secundären: Auftreten von Ascidien.

Wir sind somit zum Schluss gekommen, dass es neben den gewöhnlichen mono- und diphyllen Ascidien, die echte Blattsynfisen oder Blattbecher sind, noch einen zweiten Haupttypus von Ascidien gibt, terminal aber gekennzeichnet durch den gänzlichen Verlust des Vegetationspunktes, hervorgerufen infolge der Eigenschaft der Sprosse, gelegentlich im Wachstum stecken zu bleiben und dabei an der Spitze becherförmig zu werden. Der Name Sprossbecher kommt für diese Ascidien nicht ungeeignet vor und zwar hatten wir es bis hier mit monophyllen Sprossbechern zu tun. Nicht unerwähnt darf ich hier lassen, dass mir aus meiner ganzen Spinatkultur auch ein einziges Mal ein zweiblättriges Becherchen unter die Augen gekommen ist. Es stand blattachselständig am Hauptstengel einer weiblichen Pflanze und verriet deutlich, dass zwei Blätter zu seiner Entwickelung beigetragen hatten (Taf. IX, Fig. 8). Ich stelle mir vor, dass hier im Moment, als die Wirksamkeit des Vegetationspunktes erlosch, nicht nur das erste, sondern ausnahmsweise auch das zweite, ihm gegenübergestellte Blatt des Blütensprosses schon mit seiner Entwickelung angefangen hatte. Demnach würde man auch die Sprossbecher in einblättrige und zweiblättrige einteilen können.

Hier könnte ich meine Mitteilungen über die *Spinacia*-Ascidien schliessen, aber vollständigkeitshalber möge noch auf ein abweichendes Verhalten hingezeigt werden, das ich einige Male an Blütensprossen beobachtete, die von einem Fädchen oder Becher abgeschlossen worden waren, nachdem sie schon ein erstes Blatt mit achselständiger Inflorescenz hervorgebracht hatten (vergl. Fig. 5, Taf. IX). Ein paar Mal fand ich diesen Blütenstand selbst, merkwürdigerweise, um so zu sagen, ausgewachsen, zu einem Spross verlängert, der in der Nähe seiner Spitze wieder ein Blatt mit achselständiger Blütengruppe erzeugt hatte und sich offenbar wie ein normaler Blütenspross benehmen



Fig. 5. Oenothera argillicola. Terminaler monophyller Becher.

würde. Es scheint diese Erscheinung darauf hinzuweisen und sie kann nur in dieser Weise erklärt werden, dass die Blütenknäuel einer normalen Blühachse nicht wirklich blattachselständig sind, sondern lateral an blattachselständigen in der Regel äusserst kurzen Seitensprossen stehen, ebenso wie die Inflorescenzen in den Laubblattachseln im obersten Teile des Hauptstengels auch nur scheinbar blattachselständig sind und tatsächlich die zuerst erscheinenden der Blütenähren darstellen.

Ich komme jetzt zu meinen Beobachtungen an Arten von *Oenothera*. In jeder Hinsicht bestätigen sie die für *Spinacia* gemachten Mitteilungen.

Eine Kultur von *Oenothera argillicola*, die Herr Professor Hugo de Vries im vorigen Sommer in seinem Versuchsgarten hatte, lieferte mir an erster Stelle ein Individuum mit einem schönen terminalen monophyllen Becher (Textfig. 5), dessen Auftreten, wie gleich festgestellt wurde, mit dem Aufhören des Stengelwachstums zusammenging. Der Vegetationspunkt des Stengels war mit bloszen Augen nicht zu entdecken, der Becherstiel durchaus nicht hohl, so wie es nach de Vries bei den terminalen Ascidien seiner *Boehmeria*-Pflanzen, die zweifellos echte Blattbecher waren, der Fall war. Schon die im Vergleich mit den normalen Blattstielen bedeutende Länge des Becherstieles deutete auf einen Unterschied mit den *Boehmeria*-Ascidien hin; hier waren Becherstiele und Blattstiele ungefähr gleich lang. Ich fixierte, wie bei den *Spinacia*-Ascidien, den basalen Teil des Bechers mitsamt dem oberen Teile des Becherstieles und zerlegte dieses Objekt mit Hilfe des Mikrotoms in Schnitten, parallel mit der Medianebene des Bechers. Ebensowenig wie bei *Spinacia* liesz sich auch nur eine Spur der Existenz eines Vegetationskegels nachweisen und ich kam somit zum Schlusse, dass ich es auch hier mit einem, durch das Aufhören des Stengelwachstums hervorgerufenen Sprossbecher zu tun hatte.

Ein weiteres abnormes Individuum kam diese Auffassung

bestätigen. Es hatte gleichfalls das Sprosswachstum eingestellt, zeigte aber an seiner Spitze nicht einen Becher, sondern ein dickes, kurzes, nur etwa 1 cM. langes Fädchen. Ich kann mir nun eventuell noch vorstellen, dass, wenn ein Becher vorhanden ist, jemand, ungeachtet der Unauffindbarkeit des Vegetationspunktes, bei der Meinung beharren möchte, dass das Auftreten des Bechers die primäre Erscheinung und das Aufhören des Stengelwachstums Folge davon war. Wenn ein Becher aber gar nicht vorhanden ist, wie in unserem zuletzt genannten Beispiele, wird es m. E. unmöglich zu leugnen, das eine

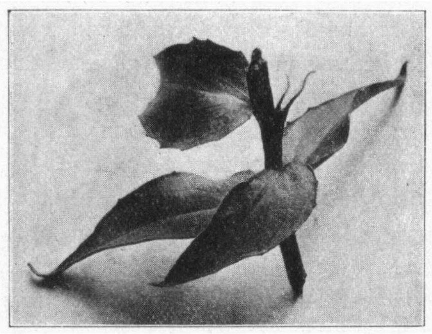


Fig. 6. Oenothera grandiflora gigas.

Oberes Ende eines Blütenstandes. An die Stelle des obersten Teiles desselben sind zwei zarte Fädchen getreten.

bis jetzt verkannte Anomalie, nämlich Erlöschen des Sprosswachstums, im Spiele ist. Zu sagen, der Becher sei hier miszlungen, geht natürlich nicht an, denn für den Anhänger der Auffassung, dass Ascidien immer von Haus aus Blattsynfisen sind, ist zum Unterdrücken des Sprosswachstums jedenfalls die Anwesenheit eines terminalen Bechers erforderlich. Ich habe das zuletzt beschriebene Individuum nicht photographiert, bringe dafür aber in Textfig. 6 einen ähnlichen Fall zur Darstellung, den ich an einem Individuum

von *Oenothera grandiflora gigas* beobachtete. Der oberste Teil des Blütenstandes fehlte hier und an dessen Stelle waren zwei zarte Fädchen getreten. Warum zwei Fädchen vorhanden waren, ist nicht recht verständlich.

Auf ein letztes abweichendes Individuum, dessen hier



Fig. 7. Oenothera Lamarckiana.
Der oberste Teil des Blütenstandes fehlt vollständig.

Erwähnung getan werden soll und das sich mir in einer Kultur von *Oenothera Lamarckiana* darbot, bezieht sich unsere Textfigur 7. Es hatte schon zu blühen angefangen

und unsere Photographie zeigt den oberen Teil des Blütenstandes. Man sieht eine schon verwelkte Blüte, seitlich am Stengel stehend und gestützt von einem Blatte, und dann, höher, eine Knospe, gleichfalls von einem Blàtte gestützt, aber für das Auge nicht lateral, sonden terminal stehend, indem der ganze oberste Teil des Blütenstandes, der bei jeder *Oenothera*-Pflanze sonst bis spät in den Herbst immer neue Knospen hervorzubringen pflegt, vollständig fehlt. Natürlich steht auch die Knospe lateral und es ist ohne Weiteres deutlich, dass der Blütenstengel sich unmittelbar unterhalb der Basis des Fruchtknotens, dort, wo in der Figur ein weiszes Fleckchen sichtbar ist, weiter hätte verlängern sollen. Von der Anwesenheit eines Vegetationspunktes an dieser Stelle war durchaus nichts zu erkennen. Einen schöneren Beweis für den Satz, dass man der Erscheinung Rechnung tragen musz, dass gelegentlich das Sprosswachstum eingestellt werden kann, kann man sich kaum denken. Und man darf es als sicher betrachten, dass der oben beschriebene *Oenothera*-Becher lediglich infolge des Auftretens dieser Anomalie und zwar in dem Moment, als das betreffende Internodium eben eine neue Blattanlage hervorgebracht hatte, in die Erscheinung trat. Was die zuletzt erwähnte Photographie anbetrifft, so sei noch auf die beiden über einander greifenden Blätter in der Nähe ihres unteren Randes hingezeigt: diese beiden Blätter waren deutlich durch Spaltung aus einem einzigen Blatte hervorgegangen und ich habe Grund anzunehmen, dass ein gewisser Zusammenhang zwischen dem Auftreten solcher Spaltungen und dem der Anomalie „Aufhören des Sprosswachstums" besteht.

Ich schliesse hier meine Besprechung der *Spinacia*- und *Oenothera*-Ascidien. Wir haben somit gesehen, dass dieselben nicht zu den gewöhnlichen Blattsynfisen gerechnet werden dürfen, sondern einen eignen neuen Typus von Ascidien darstellen. Bezeichnend für sie ist, dass sie terminal

sind und der Vegetationspunkt des Sprosses, der bei terminalen Blattbechern anwesend zu sein pflegt, vollständig fehlt. Ihren Ursprung verdanken sie einer den genannten Pflanzen innewohnenden Eigenschaft — und zwar haben wir es offenbar wieder mit einem Zwischenrassenmerkmal zu tun — gelegentlich an anormalen Stellen das Stengelwachstum einzustellen. Macht diese Eigenschaft sich geltend in einem Moment, wo gerade vom Vegetationspunkt eine neue Blattanlage hervorgebracht worden war, so führt das zu einem sich becherförmig Gestalten des Sprosses. Mir erübrigt jetzt noch, deutlich zu machen, wie dies möglich ist, und es wird sich dabei zeigen, dass der von mir gewählte Name Sprossbecher für unsere Ascidien nicht ungeeignet ist.

III. Diskussion.

Versuchen wir also, die Frage zu beantworten, wie es möglich ist, dass ein Spross sich becherförmig gestaltet, wenn sein Wachstum erlöscht in einem Moment, wo gerade am Vegetationspunkt eine neue Blattanlage sich entfalten wollte. Wir müssen uns dabei vergegenwärtigen, dass, wenn wir von der Goethe—Gaudichaud'schen Auffassung absehen, in der Hauptsache zwei Meinungen über den Bau der Sprosse existieren, die Wolff—Braun'sche, nach der Stengel und Blätter Organe für sich in vollem Gegensatz zu einander sind, und dann jene Auffassung, nach der der Stengel in seinem Zentrum Achsennatur, in seiner Peripherie Blattnatur hat [1]). Es wird

[1]) H. Potonié, Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Palaeontologie, Jena 1912, S. 48.

natürlich unumgänglich sein, auf beide Ansichten Rücksicht zu nehmen.

Pflichtet man der zuerst genannten Meinung bei, so kann man sehr wohl einsehen, dass ein Spross sich unter den gestellten Bedingungen in einen Becher umwandlen wird. Weiss man doch aus der Morphologie, dass jedes Blatt bei seinem Erscheinen die Form eines mehr oder weniger vollständigen Ringwalles anzunehmen pflegt. Dieser Ringwall verlängert sich zwar in der Regel sehr bald einseitig zu einer den Blattstiel mit Spreite tragenden Blattscheide oder direkt zum Blattstiel, in welchem Falle Nebenblattbildungen auftreten, aber anwesend scheint er ursprünglich wohl immer zu sein, und manchmal verrät auch der erwachsene Zustand des Blattes noch, dass dasselbe seine Entwickelung als ringförmige Erhebung anfing: man denke an die den Stengel umfassenden Scheiden der Gramineen, Cyperaceen und Umbelliferen und an die Verwachsung der beiden Stipulae, wie sie bei *Polygonum* und *Platanus* (um den Stengel herum, Ochrea) oder bei *Astragalus* und *Ornithopus* (einseitig, nämlich an der dem Blatte abgewendeten Seite des Stengels, Stipula folio opposita) zustande kommt. Gesetzt nun, der Vegetationspunkt eines Sprosses gehe verloren in einem Moment, wo gerade ein solcher Ringwall um ihn herum entstanden war, so lässt es sich doch sehr gut hören, dass nun die ringförmige Erhebung sich zu einem terminalen Trichter weiter entwicklen wird, gröszer oder kleiner je nachdem die Anlage selbst mehr oder weniger weit mit ihrer Entwickelung fortgeschritten war!

Aber, so höre ich fragen, sind in solcher Weise entstandene Ascidien doch eigentlich nicht Blattbecher? Ich antworte darauf, dass die Blattbecher, die man bis jetzt allein unterschieden hat, durch das Verwachsen der Ränder der Blätter zustande kommen und somit von Haus aus Blattsynfisen sind. Die *Spinacia-* und *Oenothera-*Ascidien

dagegen haben einen ganz anderen Ursprung und entstehen infolge des Wegfalles der Sprossvegetationspunkte. Es ist daher erwünscht, sie mit einem besonderen Namen zu belegen und hierfür empfiehlt sich der Name Sprossbecher aus einem doppeltem Grunde. Erstens bekommt man tatsächlich den Eindruck, dass der Spross sich in einen Becher umwandelt und zweitens heiszt Spross ein Stengel mitsamt seinen Blättern und besagt das Wort Sprossbecher somit nichts anders, als dass Stengel und Blätter bei der Entwickelung der Ascidien beteiligt sind, wie es in der Tat der Fall ist. Unten wird man übrigens noch einer besseren Motivierung des Wortes „Sprossbecher" begegnen.

Sollte jemand, der auf dem Wolf—Braun'schen Standpunkte steht, die Annahme für unberechtigt halten, dass eine ringförmige Blattanlage sich zu einem terminalen Trichter anstatt einseitig zum normalen Blatte weiter entwicklen wird, falls der Sprossvegetationspunkt in Wegfall kommt, so könnte er sich etwa in folgender Weise das Entstehen von Sprossbechern vorstellen. Er wird sich erinnern, dass es brauchbare Unterscheidungsmerkmale zwischen Blatt und Stengel eigentlich gar nicht gibt. Die Form bildet ein solches Merkmal nicht, das zeigen die Phyllocladien und die Blätter von *Juncus*; das meistens begrenzte Wachstum der Blätter und das unbegrenzte der Stengel ebensowenig, denn die Blätter von *Lygodium* und *Welwitschia* wachsen immer fort — letztere zwar an der Basis — und Sprosse mit begrenzter Entwickelung sind sehr gemein. Weiter weisz er, dass Blatt und Stengel oft gleichnamige Metamorphosen durchmachen. Man kennt in Dornen und in Ranken verwandelte Sprosse, aber auch Blattdornen und Blattranken. Somit könnte er m. E. ruhig annehmen, dass dem Spross, ebenso gut wie dem Blatt, das Vermögen zukommt, sich becherförmig zu gestalten. In diesem Zusammenhang wäre noch an die Studien

Goebel's über die Entstehung der Blasen (doch auch Ascidien) der Utricularien [1]) zu erinneren. Nach dem genannten Autor hört hier die Unterscheidung von Blatt und Spross überhaupt auf, und Blätter sowohl wie Sprosse sind imstande, an der Spitze in Blase überzugehen.

Eine sehr befriedigende Antwort auf die im Anfang dieses Paragraphen gestellte Frage haben wir bis jetzt noch nicht erhalten. Das hängt wohl damit zusammen, dass die Wolf—Braun'sche Auffassung über den Bau der Sprosse selbst uns gegenwärtig nicht mehr befriedigt. Ich für mich wenigstens zögere nicht, mich zu der zweiten obenerwähnten Auffassung, die der Peripherie des Stengels Blattnatur zuschreibt, zu bekehren. Es sei mir gestattet, ihr einige Zeilen zu widmen. Eigentlich haben wir es hier wieder mit zwei verschiedenen Theorien zu tun, die ich getrennt behandlen werde, nämlich der Berindungstheorie und der Perikaulomtheorie Potonié's.

Die Berindungstheorie, die ich für die richtige halte, nimmt einfach an, dass die Achse durch das Auswachsen der Basis der Blätter berindet wird. Ich werde nicht alle Argumente nennen, die zugunsten dieser Auffassung sprechen. Ich müsste da anfangen, die Beobachtungen zu erwähnen, die Nägeli dazu brachten, anzunehmen, dass der unterste Teil des Blattes in das Gewebe des Stengels eingesetzt is, so z. B. dass die Sporogonien bei *Selaginella* für gewöhnlich nicht an der Blattbasis, sondern aus dem Stengel oberhalb des Blattes zum Vorschein kommen. Ich müsste enden mit einem Hinweis auf meine Textfigur 7: die beiden Hälften des gespaltenen Blattes in der Nähe ihres unteren Randes sind auf der Stengeloberfläche etwas

[1]) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, Bd. I, 2e Aufl., S. 118 u. f. Siehe auch: H. Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, Teil II, Jena, 1906.

auseinander gewichen, dadurch verratend, dass das die Blattbasis umgebende Stengelgewebe höchstwahrscheinlich gleichfalls dem Blatte angehört. Lieber möchte ich mit einigen Worten erörtern, warum ich mich der Perikaulomtheorie weniger zuneige.

Wie jedes Ding hat die Perikaulomtheorie zwei Seiten [1]. Sie nimmt erstens an, dass die Gefässpflanzen mit Ueberschlagung der Moose direkt von Algen aus der *Fucus*-Verwandschaft mit gabelig geteiltem Thallus abzuleiten sind und der monopodial verzweigte Urstengel der höheren Pflanzen durch Uebergipfelung von Schwestergabelzweigen aus dem dichotomen Algenthallus hervorging (Gabeltheorie, Uebergipfelungstheorie). Zweitens, dass die durch die Uebergipfelung entstandenen Seitenzweige — Urblätter — im Verlaufe der Phylogenie durch Verwachsung ihrer Basalteile mit dem Urstengel den kompliziert gebauten Stengel der höheren Pflanzen bilden halfen, der danach aus einer Zentrale, dem Urstengel, als den Potonié sich blosz den Markkörper denkt, und einem Mantel, dem Perikaulom, besteht.

Der erste Teil der Theorie ist auszerordentlich anregend. So zahlreich und wichtig sind die Argumente, die Potonié zugunsten der Gabeltheorie anführt, dass man geradezu den Eindruck einer Beweisführung bekommt. Nur in ganz untergeordneten Punkten möchte ich mit ihm verschiedener Meinung sein. So hätte er m. E. den Abschnitt über Generationswechsel besser etwas anders redigiert. Im allgemeinen doch pflegt man solche Pflanzen als hochentwickelt zu betrachten, die eine unbedeutende haploide Generation aufzuweisen haben und umgekehrt. Die Tatsache, dass der *Fucus*-Körper nur aus diploiden Zellen besteht und die einzigen haploiden die Eizellen und Sper-

---

[1] H. Potonié, Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Palaeontologie, Jena 1912, S. 99 u. f.

matozoiden sind, die *Fucus*-Pflanze somit in dieser Hinsicht höher entwickelt ist als die Angiospermen, eben so hoch wie die Tiere, hätte daher meiner Meinung nach Potonié zu der Äusserung Anlasz geben sollen, dass die Gefässpflanzen mit *Fucus*-ähnlichen Pflanzen offenbar von gemeinsamen Vorfahren stammen, und seine Annahme, dass eine direkte Abstammung dieser Pflanzentypen von einander stattgefunden hat, wobei Prothalliumbildung infolge des Ueberganges zum Leben auf dem Lande eintrat, kommt mir weniger logisch vor.

Der zweite Teil der Perikaulomtheorie vermag nicht so sehr zu imponieren als der erste. Mit dem Gedanken, dass eine Verwachsung zwischen Stengel und Blätter stattgefunden hat, bin ich natürlich einverstanden. Aber dass wir blosz in dem Markkörper der höheren Pflanzen den ursprünglichen Stengel zu erblicken hätten, will mir nicht einleuchten. Ich habe genau die diesbezüglichen Argumente Potonié's studiert und komme zum Schluss, dass sie zwar für Berindung sprechen, nicht aber für die Existenz eines Perikauloms im Potonié'schen Sinne. Es ist nicht meine Absicht, sie hier alle zu behandlen. Nur sei es mir gestattet, auf ein einziges Argument, das mir anfänglich nicht unwichtig zuschien, etwas tiefer einzugehen. Ich meine das Vorkommen bei verschiedenen Pflanzenarten von markständigen Gefässbündeln, das nach Potonié zeigt, dass das Mark den ursprünglichen, meistens bis zum gänzlichen Verschwinden der Gefässbündel reduzierten Stengel darstellt.

Um mir ein Urteil über die Stichhaltigkeit dieses Arguments zu bilden, entschloss ich mich, ein genaues Studium der markständigen Gefässbündel der *Araliaceen*, bei welcher Familie sie häufig angetroffen werden, zu machen, und zwar wählte ich die Araliaceen anlässlich einer Beobachtung am *Hedera*-Blatte, auf die ich unten noch zurückkommen werde. Es sind vor allem die Arbeiten

von Güssow [1]) und von Viguier [2]), die man hier zu Rate zu ziehen hat. Nach ihnen können die markständigen Gefässbündel, ebenso wie die normalen, in einem Kreise angeordnet sein. Sie können aber auch willkürlich zerstreut liegen oder die beiden Möglichkeiten bestehen zur gleichen Zeit bei derselben Art. Bemerkenswert ist die häufig abweichende Orientierung von Holz- und Bastteil in diesen Leitbündeln. Bald sind Leptom und Hadrom unregelmäszig orientiert, bald haben die in der Regel collateralen Gefässbündel eine Drehung um 180° erfahren, was besonders für die in einem Kreise angeordneten zutrifft.

Zwei Tatsachen sind es nun besonders, die mich dazu bringen, dem Vorkommen von markständigen Gefässbündeln jegliche Beweiskraft für die Perikaulomtheorie abzusprechen. Erstens die Entstehung dieser Bündel aus dem normalen Gefässbündelkreise des Stengels und zweitens ihr Vorkommen auch in Blättern.

Ueber ihre Entstehung berichtet Weisz [3]). Er wies für *Aralia racemosa* und *A. edulis* nach, und Güssow bestätigte es für *A. cordata*, dass sie zuerst in dem peripherischen Bündelring verlaufen und dann erst unter Drehung um 180° in das Mark eintreten. Dasselbe findet statt bei der Entstehung von markständigen Leitbündeln in Seitenzweigen. Güssow beschreibt den Eintritt der Gefässbündel in einen beblätterten Zweig für einen Fall, in dem sowohl in einem Kreise angeordnete, wie unregelmäszig zerstreute markständige Leitbündel vorhanden waren, folgendermaszen [4]). „Die Bündel des peripher markständigen

[1]) F. Güssow, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Araliaceae, Diss. Breslau 1900, 68 S. 1 Taf.

[2]) R. Viguier, Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées, Ann. sc. nat., Sér. 9, T. IV, 1906, S. 1—207.

[3]) J. E. Weiss, Das markständige Gefässbündelsystem einiger Dikotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren, Bot. Centr. bl., XV, 1883, S. 290.

[4]) F. Güssow, l. c., S 34.

Kreises und die in der Mitte des Markes zerstreuten bleiben stammeigen. Im Knoten anastomosieren sie aber mit einander und mit den Bündeln des normalen Kreises. Das ganze Gefässbündelsystem des Zweiges entsteht nun wiederum aus dem normalen Bündelkreise des Hauptstammes, in dem sich im Knoten ein Seitenast von dem Hauptbündelkreis loszweigt und in den Zweig übertritt". Durch wiederholte Verzweigungen entstehen dann zuletzt die peripher markständigen und aus diesen die mitten im Mark zerstreuten Bündel. Mich dünkt, dass ihr somit deutlich nachgewiesener Ursprung aus dem normalen Gefässbündelkreise — nach Potonié zu den Blättern gehörig — klar zeigt, dass die Mark-Gefässbündel unmöglich die ursprünglichen Stengelleitbündel repräsentieren können. Sonst würde man erwarten dürfen, die normalen aus den Markbündeln hervorgegangen zu finden.

Was das Vorkommen von markständigen Gefässbündeln in Blättern anbetrifft, so erinnere ich an die Tatsache, dass Viguier in den Blattstielen vieler Araliaceen-Gattungen ähnliche abweichende Verhältnisse beobachtete, wie in den Achsen. Die normalen Gefässbündel sind auch hier für gewöhnlich in einem Kreise angeordnet. Daneben können markständige Leitbündel in verschiedener Zahl, Lagerung und Orientierung angetroffen werden. Dies zeigt, besser noch als ihre Entstehungsweise, dass die markständigen Gefässbündel als Argument für die Perikaulomtheorie ohne Bedeutung sind: in den Blättern kann man doch beschwerlich die Existenz eines Urstengels annehmen!

Nebenbei sei an dieser Stelle die Beobachtung am *Hedera*-Blatte erwähnt, auf die ich oben hinzielte. In den Hauptnerven fand ich hier oberhalb des groszen normalen Gefässbündels ein kleines und zwar ein verkehrt orientiertes, indem der Holzteil nach unten und der Siebteil nach oben gekehrt war (Taf. X, Fig. 11). Ich glaube diese accessorischen Leitbündel als Markleitbündel betrachten

zu dürfen. Erstens wegen ihrer Lage überhaupt, sowie der inversen Lage von Phloem und Xylem, für Blätter sehr eigenartig. Zweitens, weil sie nicht aus dem Blattstiele, in dem, wie gewöhnlich bei handnervigen Blättern, der Roszkastanie z. B., ebenso viele Gefässbündel, wie Hauptnerven in der Blattspreite vorhanden sind[1]), herrühren, sondern in den Hauptnerven durch eine Verzweigung ihrer Gefässbündel unmittelbar nach dem Eintritt in die Spreite entstehen, was unwillkürlich an das oben über das Entstehen markständiger Gefässbündel in Seitenzweigen Gesagte erinnert. Schliesslich, weil ich, und zwar nicht nur bei *Hedera Helix*, sondern auch bei *H. colchica*, wovon mir ein unweit Gagry am Schwarzen Meere während einer Kaukasusreise im Jahre 1912 gesammeltes Herbarexemplar zur Verfügung stand, die gelappten Blätter der Jugendform, ob klein oder grosz, immer im Besitze von accessorischen Leitbündeln fand, die ganzrändigen der Blühreife-Form dagegen nicht, somit eine Correlation zwischen Form und Bau des Blattes zu existieren scheint, welche Erscheinung man mit der Tatsache im Zusammenhang bringen möchte, dass bei verschiedenen mit *Hedera* verwandten Araliaceen-Gattungen, *Oreopanax* z. B., die Arten mit zusammengesetzten Blättern in den Blattstielen Markbündel aufzuweisen haben, diejenigen mit weniger tief eingeschnittenen Blättern dagegen nicht. Sollte ich richtig sehen, so müsste erstens Güssow's Angabe über das Fehlen von markständigen Leitbündeln bei der Gattung *Hedera* korrigiert werden[2]) und zweitens könnte man, Potonié gegenüber, nicht nur vom Vorkommen mark-

---

[1]) G. Lalanne, Recherches sur les caractères anatomiques des feuilles persistantes des Dicotylédones, Act. de la Soc. Linn. de Bordeaux, 5e Série, T. IV, 1890.

[2]) Tobler sagt auf S. 4 seines Buches „Die Gattung Hedera (Jena 1912)". dass bei Hedera markständige Gefässbündel auftreten. Dies beruht offenbar auf einer Ungenauigkeit in der Tabelle, welche Güssow

ständiger Gefässbündel in Blattstielen, sondern auch von einem solchen in Blattspreiten sprechen.

Ich hoffe hiermit genügend motiviert zu haben, warum ich mich Potonié nicht anzuschliessen vermag, wenn er die Grenze seines Perikauloms gegen die Achse auf die Markperipherie verlegt und es, wie Graf zu Solms—Laubach[1]), für richtiger halte, „sie der Auszengrenze des ursprünglichen Zentralzylinders, die offenbar auszerhalb der Gefässbündel gelegen gewesen sein musste, gleichzusetzen."

Wenden wir uns jetzt noch einmal der Frage zu, die wir zu beantworten in diesem Paragraphen beabsichtigen. Im Lichte der Berindungstheorie ist es ohne Weiteres klar, dass ein Spross sich sehr gut becherförmig gestalten könnte, wenn das eigentliche Sprosswachstum erlöscht. Das Sprossende stellt sich danach aus einer Achse und einem zylinderförmigen Blattfusz zusammen. Fällt die Achse weg, so bleibt der Blattfusz und es wäre gar nicht so verwunderlich, dass derselbe sich nun weiterhin nicht mehr normal entwickeln, sondern eine Trichterform annehmen würde. Ich erinnere in dieser Beziehung an die Mitteilung Beyerinck's, dass die Stiele seiner *Veronica*-Ascidien unten Stengelstructur, in der oberen Hälfte jedoch Blattstielstructur aufzuweisen hatten. Meiner Meinung nach war der untere Teil Stengel mit, der obere Stengel ohne Achse, nur aus der „Rinde" bestehend. Natürlich wäre mit Hinblick auf das Auftreten von nicht becherförmigen Fädchen anzunehmen, dass, wenn das Sprosswachstum sehr früh in der Entwickelung eines neuen Internodiums aufhört, die „Rinde" noch keinen genügenden Entwicke-

am Ende seiner Arbeit gibt. Güssow verneint eben die Existenz markständiger Bündel bei Hedera und Tobler behauptet übrigens selbst dasselbe auf S. 12 seines Buches.

[1]) H. Graf zu Solms—Laubach, Bot. Ztg. vom 16. Mai 1903. Siehe auch: Bruno Kubart, Zur Frage der Perikaulomtheorie, Ber. d. deutschen Bot. Ges., Bd. 31, 1913 [1914], S. 567.

lungstrieb hat, um zu der Entstehung eines Bechers Anlasz zu geben. Die Wahl des Namens Sprossbecher erscheint jetzt auch in ein besseres Licht!

Nachdem ich also darzutun versucht habe, dass das Aufhören des Sprosswachstums sehr gut zum Entstehen eines Bechers führen kann, möchte ich nicht unterlassen, noch mit Nachdruck zu betonen, dass das Ergebnis dieser Untersuchung ein doppeltes ist. Erstens beabsichtigt sie, genauer über die Ascidien zu unterrichten. Zweitens geht aus ihr hervor, dass die bei den Pflanzen allgemein verbreitete Eigenschaft, um Kurztriebe zu machen — man denke an die Blüten, an die Phyllocladien, an die Kurztriebe der Nadelgewächse, an die nadelförmigen, blattlosen, als Assimilationsorgane funktionierenden Kurztriebe von *Asparagus* — sich als Anomalie, die ich als taxinomische zu bezeichnen nicht zögere, an verkehrten Stellen äussern kann. Merkwürdigerweise sind die in dieser Weise entstandenen anormalen Kurztriebe, ob becherförmig oder nicht, zu urteilen nach den auf S. 86 mitgeteilten Versuchen, nicht mehr in Langtriebe umzustimmen. Zwar gilt dies auch für viele normalen Kurztriebe, aber hier kennt man doch Beispiele, in denen, sei es das Experiment (Kurztriebe der Nadelgewächse), sei es die Natur selbst (man denke an die Erscheinung der Prolification, beobachtet z. B. bei *Digitalis* [1]), *Plantago* [2])) die Kurztriebe wieder zum Auswachsen brachten.

Ich schliesse meine Besprechung mit einem kurzen Hinweis auf die Bedeutung, welche im Zusammenhang mit dem Grundgedanken der Berindungstheorie, die Erkenntnis, dass ein Vegetationspunkt in Wegfall kommen kann, für verschiedene Probleme der Morphologie hat. Zwei van diesen möchte ich hier erwähnen. Erstens die morphologische

---

[1]) J. C. Costerus, Teratologische verschijnselen bij Digitalis purpurea, Nederl. Kruidk. Arch., 2e ser., Bd. IV, S. 338—344.

[2]) J. C. Costerus, Intracarpellaire prolificatie bij Plantago major, Bot. Jaarb. Dodonaea, Bd. III, 1891.

Bedeutung der *Cucurbitaceen*-Ranken. Bekanntlich betrachtet man diese Organe im allgemeinen als Zweige mit in Ranken umgeänderten Blättern, die unverzweigten im besondern als Zweige mit einem terminalen Blatte. Bisweilen gelingt es bei den letzteren, die Grenze zwischen Stiel und Blatt auf anatomischem Wege zu bestimmen, bisweilen auch nicht. Unwillkürlich wird man zu einem Vergleich mit den Sprossbechern genötigt und es scheint nicht unmöglich, dass auch hier von einem terminal sich Verlängern der „Rinde" um einen eingeschlafenen Vegetationspunkt herum die Rede ist. Zweitens denke ich an die Frage der „pollenbildenden Achsen". Verschiedene Forscher nehmen die Existenz davon an und nennen als Beispiele *Najas*, *Casuarina*, *Euphorbia* u.s.w. Die Gegner meinen, dass der Vegetationspunkt hier frühzeitig von dem sich entwickelnden Staubblatte zur Seite gedrängt wird, das in dieser Weise terminal zu stehen kommt und eine pollenbildende Achse blosz vertäuscht. Ich musz es im Zusammenhang mit dem in diesem Aufsatz über die Sprossbecher Mitgeteilten dafür halten, dass keine von beiden Parteien recht hat. Die Blüte ist ein Spross begrenzten Wachstums. Die Erklärung ist deshalb wohl in diese Richtung zu suchen, dass die Staubblätter hier wirklich terminal sind und in derselben Weise, wie unsere Sprossbecher, entstehen. Von pollenbildenden Achsen darf man also nicht reden, höchstens von „Sprossstaubblättern". Man sieht, wie das Studium der Sprossbecher im Hinblick auf die Lösung verschiedener morphologischen Fragen von Vorteil sein kann.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Es liegt kein Grund vor, daran zu zweifeln, dass die taxinomisch wichtigen Ascidien nicht auch, ebenso wie verschiedene andere Anomalien, das eine Mal als Halb-

rassenmerkmal, ein andermal als Mittelrassenmerkmal und schliesslich auch als Artmerkmal in die Erscheinung treten können (Textfig. 1 und 2).

2) Die bis jetzt beschriebenen Ascidien können hauptsächlich in einblättrige (incl. becherförmige Excrescenzen (Textfig. 3) und becherförmige Teilblättchen zusammengesetzter Blätter (Taf. IX, Fig. 1)) und zweiblättrige unterschieden werden. Beide Arten von Ascidien werden lateral und terminal an den Sprossen vorgefunden. Die terminalen Ascidien verhindern bald das weitere Wachstum der Sprosse nicht, was namentlich für die einblättrigen zu gelten scheint, bald unterdrücken sie es mehr oder weniger, ohne jedoch den Vegetationspunkt in Wegfall zu bringen, was besonders von den zweiblättrigen gesagt werden kann.

3) Neben diesen Ascidien, die von Haus aus Blattsynfisen und als Blattbecher zu bezeichnen sind, musz man eine zweite Hauptgruppe von gleichfalls mono- und diphyllen Ascidien unterscheiden, die als Sprossbecher den zuerst genannten gegenübergestellt werden können. Charakteristisch für diese Ascidien ist, dass sie terminal sind und die Vegetationspunkte der Sprosse bei ihrem Auftreten ganz und gar in Wegfall kommen. Ihren Ursprung verdanken sie offenbar einer den betreffenden Pflanzen *(Spinacia oleracea,* Arten von *Oenothera)* innewohnenden Eigenschaft, gelegentlich an anormalen Stellen das Sprosswachstum einzustellen, m. a. W. einer bis jetzt noch nicht erwähnten Anomalie.

4) Diese Anomalie bedingt nicht notwendigerweise das Auftreten von Ascidien, wie aus den in den Textfiguren 6 und 7 abgebildeten Zuständen hervorgeht.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

TAFEL IX.

Fig. 1. Poterium Sanguisorba, Blatt mit zwei kleinen Ascidien an der Stelle der beiden obersten gepaarten Blättchen.

Fig. 2 u. f. Spinacia oleracea. Fig. 2. Normaler weiblicher Blütenspross in der Achsel eines Laubblattes des Hauptstengels.

Fig. 3 und Fig. 4. An die Stelle des gesamten Blütensprosses sind ein kleinerer oder ein grösserer Becher getreten.

Fig. 5 und Fig. 6. Das erste Glied des Blütensprosses normal, dort, wo der Blütenspross sich weiter hätte verlängern sollen, ein grösserer oder kleinerer Becher, eventuell sogar ein sehr zartes Fädchen ohne eingedrückte Spitze.

Fig. 7. Zwei Glieder des Blütensprosses normal, die weiteren durch einen Becher vertreten.

Fig. 8. Zweiblättriges Becherchen in einer Laubblattachsel am Hauptstengel.

TAFEL X.

Fig. 1—10. Spinacia oleracea. Fig. 1. Letztes Blatt eines weiblichen Blütensprosses mit geflügeltem Stiel und junger Blütengruppe.

Fig. 2. Wie vor, aber die Blütengruppe fehlt.

Fig. 3—7. Uebergangsstadien zwischen den in den Figuren 1 und 2 abgebildeten Zuständen und schön tutenförmigen Ascidien.

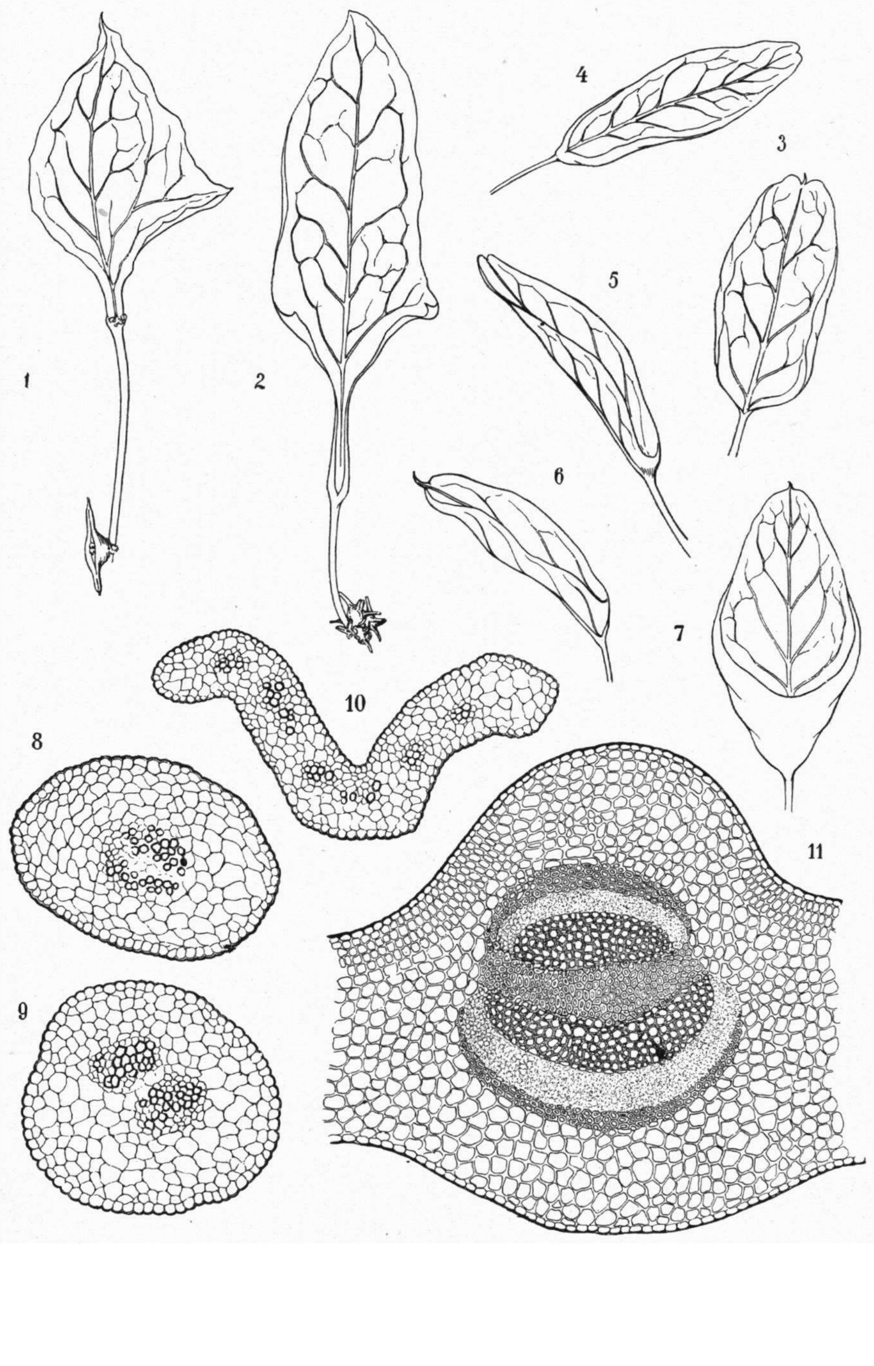
Fig. 8. Querschnitt eines Becherstieles.

Fig. 9. Querschnitt einer korrespondierenden Stelle eines normalen Blütensprosses.

Fig. 10. Querschnitt eines Stieles eines Blütensprossblattes.

Fig. 11. Hedera Helix. Querschnitt eines Blattnerven mit einem verkehrt orientierten accessorischen Gefässbündel.


1
2
3
4
5
6
7
8


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11